ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 23, 3, 1989

УДК 576.893.19 : 576.8.095.1

СВОЕОБРАЗНЫЙ ХАРАКТЕР ФОРМИРОВАНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ РЕКИ ДАУГАВЫ

Е. В. Авдеева

Изучены особенности паразнтофауны рыб водохранилищ р. Даугавы. Проведено сравнение паразитофауны рыб Кегумского водохранилища за 40 лет. Установлено, что формирование паразитофауны рыб в каскаде водохранилищ р. Даугавы идет путем, резко отличающимся от других водохранилищ равнинного типа умеренной зоны.

Среди многих проблем экологической паразитологии наибольший интерес представляют исследования особенностей формирования паразитофауны рыб как в естественных, так и в искусственных водоемах. Несмотря на наличие многочисленных исследований, эта проблема остается разработанной в недостаточной степени. При этом большой интерес представляют работы по изучению изменений паразитофауны рыб в водоемах за длительный промежуток времени. В ряде работ (Догель, 1958; Смирнова, 1959; У Баохуа, 1961; Шульман, Рыбак, 1964; Малахова, 1979, Григорян, 1980, и др.) прослежены существенные изменения паразитофауны рыб в естественных водоемах, свидетельствующие о том, что она чутко реагирует на любые абиотические изменения режима водоема и его гидрофауны. Изменения, связанные с формированием фауны паразитов после зарегулирования водоема, прослежены в работах многих авторов. Итоги этих исследований подведены в работах Столярова (1952, 1959, 1961), Бауера и Столярова (1958) и Изюмовой (1977). Была установлена общая закономерность формирования паразитофауны рыб в водохранилищах равнинного типа. До образования водохранилищ она носит преимущественно речной характер. В первый период существования водохранилища происходит резкое обеднение русловой (реофильной) фауны, которая в дальнейшем сменяется новой, приближающейся по составу и по численности к озерной (лимнофильной). При этом наблюдается увеличение численности некоторых паразитов. Этот процесс в каждом водохранилище в зависимости от местных условий протекает по-разному. Более того, в некоторых случаях, как справедливо отмечает Изюмова (1977), те или иные экологические факторы могут сильно влиять на формирование паразитофауны и вызвать ее заметное обеднение.

С таким явлением мы столкнулись при изучении паразитофауны рыб каскада водохранилищ (Рижское, Кегумское, Плявиньское) на р. Даугава (бассейн Западной Двины).

Паразитофауна всех трех водохранилищ заметно обеднена; это обеднение в той или иной степени коснулось всех групп паразитов и сопровождалось снижением численности большинства видов. Лишь моногенеи *Dactylogyrus crucifer*, *Dactylogyrus falcatus*, метацеркарии трематод *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle illense*, *Diplostomum spathaceum* и половозрелые *Rhyllodistomum folium* часто поражали рыб с экстенсивностью инвазии 20—100 %

и интенсивностью более 50 экз. на одну рыбу. Остальные 46 видов: миксоспоридии — *Myxidium lieberkueni*, *M. rhodei*, *Myxosoma anurum*, *Myxobolus preudodispar*, *M. dispar*, *M. muelleri*, *M. muelleriformis*, *M. dogieli*, *M. karelicus*, ресничные *Ichthyophthirius multifiliis*, *Trichodina rectangli rectangli*, *T. urinaria*, *T. acuta*, *Paratrichodina incisa*, *Trichodinella epizootica*, моногенеи *Dactylogyrus sphyrna*, *D. vistulae*, *D. tuba*, *D. amphibothrium*, *D. minor*, *D. wunderi*, *D. nanus*, *D. distinguendus*, *D. cordus*, *D. cornu*, *Tetraonchus monenteron*, *Diplozoon paradoxum*, *Gyrodactylus lucii*, трематоды *Allocreadium isoporum*, *Sphaerostoma globiporum*, *Phyllodistomum elongatum*, *Bunodera luciopercae*, *Azygia lucii*, метацеркарии трематод *Ichthyocotylurus percae-fluviatilis*, *I. platycephalus*, *Tylodelphys clavatum*, цестоды *Caryophyllaeus laticeps*, *Caryophyllaeus brachycollis* и *Triaenophorus nodulosus*, нематоды *Raphidascaris acus*, *Camallanus lacustris* и *Hepaticola petruschewskii*, скребни *Acanthocephalus lucii*, паразитические ракообразные *Ergasilus sieboldi*, *E. briani*, *Argulus foliaceus*, при аналогичной с предыдущей группой паразитов экстенсивностью имеют небольшую интенсивность зараженности. Зараженность всеми остальными видами не превышала 20 % при невысокой интенсивности.

С чем же связано столь резкое обеднение паразитофауны рыб в водохранилищах р. Даугава?

Прежде всего она уже до создания водохранилищ была небогата видами (Шульман, 1950). Быстрое течение и обилие порогов оказывало лимитирующее влияние в первую очередь на фауну миксоспоридий (благодаря сносу спор) и на планктонные организмы. И, как следствие этого, — обеднение фауны паразитических раков, личинки которых ведут планктонный образ жизни, а также тех гельминтов, промежуточными хозяевами которых служат планктонные организмы (большинство цестод, нематоды из рода *Camallanus, Philometra* и др.).

Быстрое течение оказывало неблагоприятное влияние и на эктопаразитов — моногеней и инфузорий. В несколько лучшем положении находились паразиты, использующие в качестве промежуточных хозяев донные организмы: трематоды, скребни и некоторые нематоды (*Raphidascaris acus*, *Rhabdochona denudata*, *Hepaticola petruschewskii*, *Cucullanus dogieli*). После возникновения водохранилищ можно было ожидать некоторого обогащения паразитофауны рыб за счет развития лимнофильных элементов. Этого, однако, не произошло из-за мощного воздействия общего для всех трех водохранилищ экологического фактора — резкого колебания уровня воды (до 1.9 м), обусловленного ее многократными (2 раза в день) сбросами. Колебания уровня (частые и весьма значительные) имеют место не только во всех водохранилищах, но и в естественных водоемах. При этом они в основном носят сезонный, годичный и даже многолетний характер. Реже встречаются суточные колебания уровня. Все они в той или иной степени влияют на гидрофауну. Однако значительные колебания уровня, происходящие два раза в сутки на изучаемых нами небольших водохранилищах, вызывают осушение очень значительных участков: в Рижском — до 20.5 %, т. е. 1/5, в Плявиньском — до 23.4 %, т. е. 1/4, в Кегумском — до 29.2 %, т. е. 1/3 всей их площади. Осушение такого масштаба губительно сказывается на всей гидрофауне этих акваторий.

Резкие колебания уровня воды оказывают лимитирующее влияние прежде всего на рыб, так как при резких колебаниях происходит массовая гибель их икры и личинок на обсыхающих нерестилищах (Дрягин, 1961; Шаронов, 1963, и др.). Они сильно воздействуют также и на большинство планктонных и бентосных организмов (Галинский, 1967; Ривьер, 1980, и др.). Общее обеднение гидрофауны в значительной степени затронуло и паразитофауну рыб. Воздействие резких и частых колебаний уровня воды на паразитов может проявляться как путем непосредственного влияния, так и опосредованно — через их хозяев. Четко прослеживается влияние колебаний уровня воды на фауну миксоспоридий. Их споры, попавшие во время сброса в район осушения, погибают. Рыбы, отошедшие от пересыхающих участков, где наблюдалось скопление спор, переходят на новое место нагула. От зараженных миксоспоридиями рыб споры попадают в воду. Во время повышения уровня воды рыба уходит от этого участка, а оставшиеся здесь споры не попадают в хозяина. Таким образом, нарушаются экологические связи между миксоспоридиями и рыбами. Также погибают и кладки аргулюса на растениях и подводных предметах. Эктопаразитические ресничные и их бродяжки при резких сменах уровня не успевают найти своего хозяина, остаются в зоне осушения и погибают. То же, по-видимому, происходит и с личинками моногеней и церкариями трематод. При осушении также могут погибнуть пиявки, равно как и откладываемые ими на высшие водные растения коконы. Лимитирующее влияние на них, по-видимому, оказывает и характерное для этих водохранилищ слабое развитие высшей растительности. Кровепаразиты, связанные в своем развитии с кровососущими пиявками, опосредованно в той же степени подвергаются воздействию колебаний уровня воды. Влияют колебания уровня воды и на паразитических копепод. Их науплиусы, ведущие планктонный образ жизни, могут погибать при осушении значительных участков дна водоема. Попадают под влияние сброса вод и гельминты, использующие в качестве промежуточных хозяев планктонных раков. К тому же в исследованных нами водохранилищах основную часть планктона составляют кладоцеры, которые редко бывают промежуточными хозяевами паразитов рыб. Гельминты, цикл развития которых связан с донными организмами, также подвержены воздействию колебания уровня воды, так как их промежуточные хозяева при осушении значительных участков литорали также погибают. Кроме того, миграции рыб между осушаемыми и неосушаемыми участками приводят к частому отрыву окончательных хозяев от промежуточных, что уменьшает вероятность завершения паразитами их жизненных циклов и в конечном счете уменьшает численность паразитов. Все же условия существования для гельминтов, промежуточными хозяевами которых служат донные животные, в данных водохранилищах более благоприятны. Сравнительно небольшая численность многих видов рыб и связанная с этим невысокая плотность их популяции также уменьшают вероятность заражения паразитами. Соответственно, как мы уже отмечали, численность подавляющего большинства видов паразитов в водохранилищах невелика.

Как мы уже указывали, некоторые паразиты сохраняют относительно высокую численность даже на фоне общего обеднения фауны. Так, некоторые миксоспоридии, инфузории и моногенеи используют для этого своих хозяев (плотва, лещ, окунь), имеющих относительно высокую плотность популяции. Отдельные виды трематод и нематод сохраняют относительно высокую численность благодаря использованию в качестве промежуточных хозяев богато представленные в исследуемых водохранилищах донные организмы. Уже упоминавшаяся трематода *Bunodera luciopercae* при этом получает дополнительное преимущество, используя в качестве второго промежуточного хозяина кладоцер, составляющих основное ядро планктона. Нематода *Camallanus lacustris* достигает относительно высокой численности благодаря значительной плотности популяции своего основного окончательного хозяина — окуня, цестода *Triaenophorus nodulosus* аккумулируется в кишечнике своего окончательного хозяина — щуки.

Приведенные выше примеры не меняют общей картины сильного обеднения паразитофауны рыб. Это обеднение по-разному проявляется в каждом из трех водохранилищ. Наибольшее число видов (104) обнаружено в самом большом по площади верхнем водохранилище — Плявиньском, что связано, во-первых, с его размерами, во-вторых, с тем, что его верхний участок сохранил связь с руслом реки. Благодаря этому в нем найдено 4 вида, характерных для русла: нематоды *Rhabdochona denudata* и *Cucullanus dogieli*, трематода *Nicolla skrjabini* и скребень *Acanthocephalus clavula*. На втором месте по численности паразитов (96 видов) стоит расположенное в низовьях Даугавы самое молодое Рижское водохранилище. В нем сохранился только один типичный русловой вид *Hepaticola petruschewskii*. Здесь же встречено наибольшее число видов миксоспоридий, количество которых по мере приближения к низовьям возрастает в связи с уменьшением скорости течения. Участок русла, где образовалось Рижское водохранилище, не имел порогов, что способствовало бо́льшему богатству фауны миксоспоридий в исходном водоеме. Бо́льшее богатство паразитофауны рыб Рижского водохранилища по сравнению с Кегумским, существующим с 1946 г., связано с тем, что в первом из них процессы обеднения гидрофауны и паразитофауны, в частности, зашли не так далеко, поскольку оно залито 5—6 лет назад. Наибольшее обеднение по всем без исключения группам паразитов имеет место именно в Кегумском водохранилище, где обнаружено всего 68 видов паразитов. Это прежде всего обусловлено его малыми размерами, из-за которых влияние колебания уровня воды на гидрофауну сказывается сильнее, чем в других водоемах. Второй причиной значительного обеднения паразитофауны рыб водохранилища служит то обстоятельство, что, находясь между двумя другими водохранилищами, оно полностью отделено от русла. Третьим, самым существенным фактором, определяющим наибольшую обедненность паразитофауны рыб данного водоема, является наибольший срок его существования (около 40 лет). Это хорошо иллюстрируется сравнением с результатами исследований Шульмана, проведенных на Кегумском водохранилище в 1946 г., т. е. в первый год после восстановления плотины. В то время оно было единственным в бассейне Даугавы и фактор влияния колебаний уровня полностью отсутствовал. Как и следовало ожидать, фауна паразитов, связанных с планктоном (паразитические веслоногие раки, все цестоды, кроме гвоздичников, нематоды *Camallanus lacustris* и *Eustrongylides*) была сильно обеднена. Однако количество видов в то время было бо́льшим, чем при наших исследованиях (см. таблицу). Особенно богатой была фауна миксоспоридий и паразитов, связанных в прохождении своего жизненного цикла с бентосом. По-видимому, обеднение этой группы паразитов еще только начиналось. Общее число обнаруженных видов паразитов в то время достигало 77. Эта цифра явно занижена, так как в то время не принимались во внимание кровепаразиты, не учитывались сидячие *Peritricha*, очень слабо была разработана систематика таких групп паразитов, как кругоресничные сем. *Trichodinidae* и моногенеи сем. *Diplozoidae*. Недостаточно полно были изучены также моногенеи сем. Dactylogyridae и Gyrodactylidae, все пресноводные миксоспоридии и пиявки.

Видовой состав паразитов рыб водохранилищ р. Даугавы

Систематическая группа	Число видов		
	Рижское	Кегумское	Плявиньское
Flagellata *	1	1	2
Cnidosporia	33	23 (27)	25
Ciliophora	9	8 (4)	15
Protozoa incertae sedis	1	1	1
Monogenea	22	11 (13)	22
Trematoda *	13	13 (13)	17
Cestoda *	5	1 (5)	6
Nematoda *	3	2 (6)	5
Acanthocephala *	2	1 (2)	2
Hirudinea	2	2 (1)	2
Mollusca (Glochidium)	1	1 (1)	1
Crustacea	4	4 (5)	6
Всего	96	68 (77)	104

Примечание. Звездочкой отмечены паразиты, развивающиеся со сменой хозяев, в скобках — данные Шульмана за 1946 г.

Если бы все эти группы паразитов были в то время учтены, их список увеличился бы не менее чем на 10 видов. Даже без учета этого факта число обнаруженных в 1946 г. видов паразитов на 9 видов превышает количество найденных по прошествию почти 40-летнего периода. Следует при этом учесть, что нами было вскрыто заметно большее количество экземпляров рыб (187 против 119).

В 1946 г. в Кегумском водохранилище, имеющем тогда прямую связь с руслом реки, еще сохранялись некоторые русловые паразиты: *Rhabdochona denudata, Hepaticola petruschewskii, Nicolla skrjabini.* Такое явление мы в настоящее время наблюдаем в Плявиньском и отчасти в Рижском водохранилищах. Несколько большую роль в 80-е годы в питании рыб стал играть и планктон. Однако в силу того, что удельный вес кладоцер в зоопланктоне водохранилища значителен, а рыбы предпочитают питаться именно ими, сильного заражения рыб паразитами, связанными в своем развитии с планктоном, не произошло. Поэтому из всех таких паразитов в Кегумском водохранилище сохранились только 1 вид цестод *Triaenophorus nodulosus* и 1 вид нематод *Camallanus lacustris.* Питание кладоцерами обеспечило сохранение во всех трех водохранилищах трематоды *Bunodera luciopercae.*

Судя по паразитофауне рыб, донные животные в 1946 г. имели малый удельный вес в питании рыб; их видовой состав к 1980—1985 гг. увеличился, что привело соответственно к увеличению числа видов паразитов, связанных с бентосом; найдены *Allocreadium isoporum, Sphaerostoma globiporum, Azygia lucii.* Следует отметить, что в Кегумском водохранилище к настоящему времени исчезли все цестоды сем. Caryophyllaeidae, промежуточными хозяевами которых служат олигохеты, хотя эти организмы в данном водоеме встречаются. Это обусловлено отсутствием пищевых связей между рыбами и олигохетами, которые находятся в труднодоступных для рыб участках — глубоких ямах. С исчезновением или резким сокращением численности таких рыб, как угорь, сом, ерш, густера, жерех исчез и ряд присущих им паразитов (*Myxobolus nemeczeki, Myxidium giardi, Dactylogyrus fraternus, D. cornu, D. amphibothrium,* Bothrioscolex *dubius, Ancylodiscoides siluri, Nicolla skrjabini, Bothriocephalus claviceps, Proteocephalus osculatus, P. cernuae, Eustrongylides* sp., *Ergasilus gibbus*).

Наряду с общим обеднением всего видового состава паразитов рыб Кегумского водохранилища в нем имеет место, на первый взгляд, парадоксальное явление: обогащение паразитофауны наиболее массовых видов рыб (плотва, лещ, окунь). Однако оно обеспечивается не увеличением числа видов паразитов в водоеме, а расширением спектра питания рыб и связанным с этим возникновением возможности заражения большим количеством сохранившихся паразитов. Возможно, расширение спектра питания рыб также связано с обеднением гидрофауны, ибо малая численность всех пищевых объектов не позволяет рыбам сосредоточиться на небольшом числе видов. Таким образом, формирование паразитофауны рыб в каскаде водохранилищ р. Даугавы идет путем, резко отличающимся от других водохранилищ равнинного типа умеренной зоны. Вместо ожидаемого расцвета лимнофильных элементов здесь наблюдается сильное, усиливающееся с годами обеднение видового состава почти всех систематических групп паразитов рыб. В этом обеднении основную роль играют относительно малые размеры водохранилищ, резкие и частые колебания их уровня воды и связанное с этим часто повторяющееся осушение значительных участков дна. Эти данные находятся в полном соответствии с наблюдениями Алигаджиева (1969), Шаовой (1969), Османова (1969) и Агаевой (1982), указывающих на лимитирующую роль колебания уровня воды и осушения дна на паразитофауну рыб. Наши исследования дают основание предполагать, что такого рода картина генезиса паразитофауны рыб наблюдается во всех сравнительно небольших водохранилищах, где имеют место частые и резкие колебания уровня воды.

Литература

Агаева Н. Б. Паразиты рыб основных рек и водохранилищ бассейна реки Аракс (Нахичеванская АССР) // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1982. 25 с.

Алигаджиев А. Д. Паразиты и паразитарные болезни рыб внутренних водоемов Дагестана // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1969. 22 с.

Бауер О. Н., Столяров В. П. Формирование паразитофауны и паразитарные болезни в водохранилищах // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958. С. 247—256.

Галинский В. Л. Формирование зоопланктона Днепродзержинского и Днепропетровского водохранилищ в условиях каскада и биология его массовых видов // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1967. 18 с.

Григорян Д. А. Изменение паразитофауны рыб озера Севан в разные годы // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 3. С. 300—306.

Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958. С. 24—27.

Дрягин П. А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Изв. ГОСНИОРХ. 1961. Вып. 50. С. 382—395.

Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., 1977. 283 с.

Малахова Р. П. Динамика паразитофауны рыб крупных водоемов за длительный период времени // 7-е Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. (Сб. тез. докл.). Л., 1979. С. 67—68.

Османов С. О. О паразитах рыб Зеравшанских водохранилищ // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 248—258.

Ривьер И. К. Структура популяций Cyclops kolensis и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте // Тр. ИБВВ АН СССР. 1980. Т. 44(47). С. 121—124.

Смирнова К. В. Динамика паразитофауны рыб Цимлянского водохранилища за 5 лет существования // Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР. 1959. Т. 9. С. 123—128.

Столяров В. П. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1952. Т. 71 (4). С. 261—285.

Столяров В. П. Паразитическая фауна рыб Рыбинского водохранилища и закономерности ее формирования // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1959. 27 с.

Столяров В. П. Закономерности и особенности формирования фауны паразитов рыб в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 8. С. 1125—1137.

У Баохуа. Об изменении паразитофауны рыб Невской губы за четверть века // Вест. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1961. Т. 21, № 4. С. 62—72.

Шаова Н. Д. Паразитофауна рыб бассейна реки Кубани // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Майкоп, 1969. 25 с.

Шаронов И. В. Влияние уровенного режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище // Матер. совещ. по изучен. Куйбышевского в-ща. Куйбышев, 1963. С. 63—66.

Шульман С. С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. (ЗИН АН СССР). Л., 1949. 337 с.

Шульман С. С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР // Тр. ГЕЛАН СССР. 1950. Т. 4. С. 278—281.

Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Итоги эколого-паразитологического исследования пресноводных водоемов Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 3—20.

Калининградский технологический институт
рыбной промышленности и хозяйства

Поступила 10.2.1988

A PECULIAR CHARACTER OF THE FORMATION OF PARASITE FAUNA OF FISHES FROM WATER RESERVOIRS OF THE DAUGAVA

E. V. Avdeeva

SUMMARY

The formation of parasite fauna of fishes from water reservoirs of the Daugava differs from that of plain type water reservoirs of the moderate zone. Instead of expected flourishing of limnophilous elements an intense, increasing with years impoverishment of the specific composition of nearly all systematic groups of fish parasites is observed in the studied reservoirs. The impoverishment of the parasite fauna in the water reservoirs is associated first of all with their relatively small sizes, frequent and strong fluctuations of the water level and repeated dryings of large bottom areas. The investigations show that such a picture of fish parasite fauna genesis is observed in all relatively small water reservoirs with frequent and strong fluctuations of water level.